3. Über experimentelle Verhinderung der Regeneration bei Phasmiden.

Von Julius Schaxel und Wolfgang Adensamer.
(Anstalt für experimentelle Biologie der Universität Jena.)

(Mit 4 Figuren.)

Eingeg. 11. September 1922.

Zu den Bedingungen, unter denen nach Gewebsverlusten bei Tieren Ersatzbildungen vorkommen, gehört außer dem Vorhandensein von Bildnern und der Gewährleistung ihrer Ernährung die Möglichkeit ihrer räumlichen Ausbreitung. Bei urodelen Amphibien (*Siredon pisciformis* Shaw) zeigt sich, daß die Ersatzbildung unterdrückt wird, wenn man nach Wundsetzung zwar den Verlust als solchen und die Bildner selbst bestehen läßt, aber den zur Gewebsausbreitung benötigten Raum wieder entzieht. Derbe Behäutung bei beschleunigter Wundheilung, Implantation von wundverschließenden und einheilenden Gewebsstücken oder Ausfüllung des Wundraums mit leblosem Material sind hierfür geeignete Mittel (J. Schaxel, 1921, S. 66—71). Die Inanspruchnahme von Raum zur Vermehrung und Anlagenformung der Bildner ist bei den regenerierenden Arthropoden besonders auffällig. Dem eigentlichen Regenerationsprozeß gehen häufig »provisorische Wundheilungen oder andre Bildungen voraus, die zum Schutze der verletzten Gebilde bestimmt sind, später aber abgeworfen und durch endgültige Gebilde ersetzt werden. Es sei in dieser Beziehung nur die provisorische Überhäutung der Wunde und Abscheidung einer Chitinhaut genannt, unter deren Schutz sich die neuen Teile entwickeln können. In Verbindung mit einer ziemlich weitgehenden Rückbildung verletzter oder nicht verwendbarer Teile entstehen die neuen Glieder in der schützenden Kapsel, in der sie unter Umständen nicht genügend Platz finden, um hier in gestrecktem Zustand liegen zu können. Dann krümmen und winden sie sich recht beträchtlich . . .« (E. Korschelt, 1907, S. 63.) Es wird also eine Regenerationskapsel aus der distal abgeschlossenen Chitinhülle des Gliedstumpfes gebildet, innerhalb welcher nach Destruktion der vorhandenen Gewebe die erste Anlage der Ersatzbildung zustande kommt. Bei der nächsten Häutung wird die Kapsel mit dem übrigen Chitin desselben Alters abgestreift. Die Anlage entfaltet sich, dehnt sich aus und wächst bei jeder folgenden Häutung weiter. Es liegt nahe, bei Arten, die diese Erscheinungen zeigen, zu prüfen, ob durch die Unmöglichkeit, eine Kapsel zu bilden, also durch Raumentzug, von Anfang an jede Ersatzbildung unterdrückt wird.

Nach Vorversuchen hat einer von uns (W. Adensamer) bei der Phasmide *Carausius morosus* Br. neben andern zwei diesbezügliche

Versuchsreihen durchgeführt. Die Erscheinungen der Regeneration von Antennen und Extremitäten sind bei diesen Orthopteren namentlich durch die Arbeiten von E. Bordage (1897—1905) und R. Godelmann (1901) hinreichend bekannt. Als Regenerationskapsel der Extremitäten fungiert gewöhnlich Coxa und Trochanter bis zu der am Übergang zum Femur bestehenden vorgebildeten Autotomiestelle, nachdem ein chitiniger Abschluß hergestellt ist. Bei weiter distal ausgeführten Amputationen findet meist eine Abstoßung bis zum Schenkelring statt. Immerhin haben wir auch Femur- und Tibiaröhren als Regenerationskapseln nach distaler Amputation ohne folgende Autotomie beobachtet. Das proximal nächste Gelenk bildet dann die Grenze des erhalten bleibenden Bestandes.

Wir bezeichnen als Stadium I die Larve bis zur ersten Häutung, als Stadium II bis zur zweiten, als Stadium III bis zur dritten und so fort bis zur Imago, die bei unsrer einheitlichen Sippe aus autoparthenogenetischen Weibchen besteht.

Bei der einen Serie wurde ein Mittelbein tangential zur Körperoberfläche vollständig, also mit Wegnahme der Coxa und aller andern Glieder, entfernt (Totalexstirpation). Bei der andern Serie wurde ein Mittelbein in der Femurmitte amputiert, also der Femurstumpf, Trochanter und Coxa erhalten (Femuramputation). Die Operation der zarten Tiere besonders im frisch geschlüpften Stadium I erfordert einige Übung. Sie geschieht am besten, nachdem das Tierchen durch rasches Zufassen und Umdrehen in einen kataleptischen Zustand versetzt ist, durch Abschneiden des mit einer feinen Pinzette gehaltenen Beines mit einer Augenschere. Dann unterbleibt auch bei der Femuramputation die Autotomie. Wird im allgemeinen mit bloßem Auge gearbeitet, so versichert bei der Totalexstirpation die Betrachtung mit dem binocularen Mikroskop das Gelingen der Operation. Die in ihrer Jugend feuchtigkeitsbedürftigen Tiere werden die ersten 8—14 Tage mit Tradescantia, später mit Efeu gefüttert. Fast alle Verluste sind auf mangelnde Wasseraufnahme zurückzuführen. Schimmelinfektionen sind nicht vorgekommen.

Die Totalexstirpation eines Mittelbeines ist bei 48 Stück im Stadium I und bei 5 Stück im Stadium III ausgeführt worden. 30 davon überstanden die weiteren Häutungen. Die Kontrollserie der Femuramputationen umfaßt 37 Stück im Stadium I, wovon 10 verloren gingen, und 9 in späteren Stadien.

Bei keinem der 30 Tiere mit total exstirpierter Extremität ist Regeneration eingetreten. Bald nach der Operation entsteht durch Blutgerinnsel in der Ebene der Körperoberfläche ein Wundverschluß, der vermutlich durch darunter sich ausbreitende Hypodermiszellen

und eine von ihnen stammende Chitinschicht verstärkt wird. Äußerlich ist nur der schwärzliche Schorf zu sehen. Fig. 1 zeigt diesen Zustand im Stadium I und zugleich Form und Größe der Wundsetzung. Mit sämtlichen Gliedern des linken Beines sind die an die

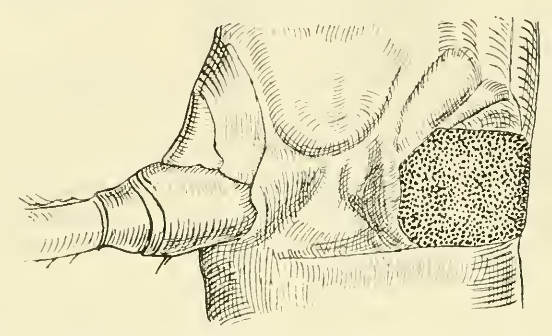


Fig. 1. Mittlerer Thorax von *Carausius morosus* Br., von unten gesehen. Stadium I, einen Tag nach Totalexstirpation des linken Mittelbeins.

Coxa angrenzenden Randteile des Thorax weggenommen. Nach der ersten Häutung, mit der auch der Wundbelag abgeht, ist die Insertionsstelle des Beines mit einer mehr oder minder unebenen Chitindecke überzogen, die mit dem allgemeinen Wachstum der Phasmide

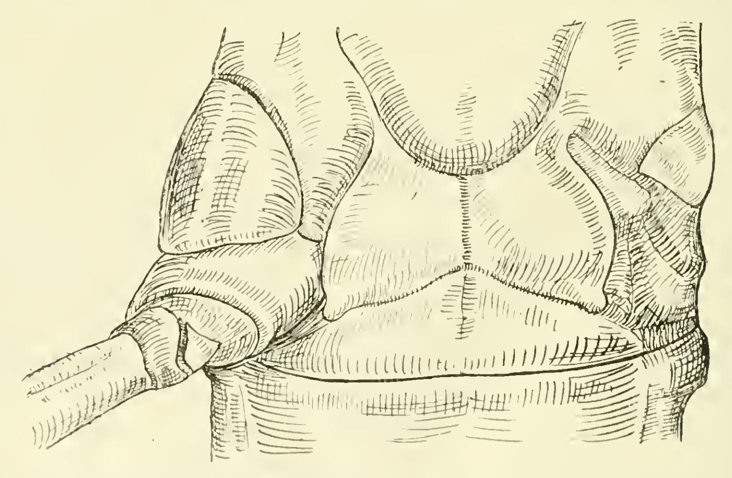


Fig. 2. Dasselbe. Stadium III, nach Totalexstirpation im Stadium I. Die Exstirpationsstelle wird von verwachsenen Chitinplättchen eingenommen.

nach den folgenden Häutungen fester und derber wird. In Fig. 2 ist das Stadium III nach Totalexstirpation im Stadium I wiedergegeben. Man sieht links die abgerundeten Thoracalteile und von ihnen umschlossen mehrere Chitinblättchen, die, zwar oberflächliche Furchen tragend, doch fest miteinander verbunden sind. Alle späteren

Stadien zeigen Übereinstimmendes. Von irgendwelcher Regeneration einer auch nur rudimentären Extremität wird nichts bemerkt. In Fig. 3 ist der Zustand der Regenerationsverhinderung im Stadium V, nach Totalexstirpation im Stadium I, also nach 4 Häutungen dargestellt. Das von links seitlich unten aufgenommene Bild läßt das ehemalige Wundfeld samt seiner Umgebung überblicken. Wieder liegen einige Chitinstücke von unregelmäßiger Form nebeneinander. Die Imago in Fig. 4 weist nach gleicher Vorbehandlung denselben Zustand auf. Die Chitinplatten der Exstirpationsstelle sind jetzt

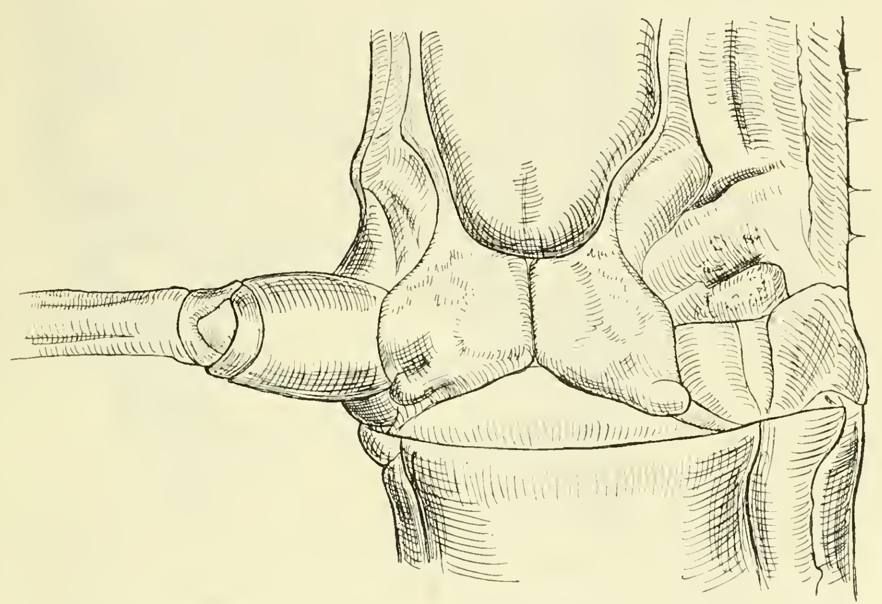


Fig. 3. Dasselbe. Stadium V, nach Totalexstirpation im Stadium I.

entsprechend der kräftigeren Ausbildung gewulstet. An dem Unterbleiben der Regeneration kann kein Zweifel sein. Totalexstirpationen andrer Beine und der Antennen liefern dasselbe Ergebnis. Vielleicht läßt die Zusammensetzung des Wundverschlusses aus Chitinplättchen die Deutung zu, daß in ihnen Ansätze zur Vermehrung und Formierung von Bildnern vorliegen, die mangels einer Raum gewährenden Regenerationskapsel nicht weiterkommen.

Die 27 Tiere der zweiten Serie mit Femuramputation im Stadium I haben ebenso wie die später amputierten ausnahmslos regeneriert. Bei einigen Exemplaren erscheint das erste Regenerat verkrüppelt und erfährt erst im Laufe weiterer Häutungen, meist nach Abwurf bis zur Autotomiestelle, eine stärkere Ausbildung. Der zwischen Amputation und nächster Häutung liegende Zeitabstand ist für die

Ersatzbildung von Bedeutung. Darauf, wie auf den Zusammenhang der Regeneratzustände in den sich folgenden Stadien, wird andernorts noch einzugehen sein. Die Regeneration verläuft in der von früheren Untersuchern bereits festgestellten Weise. Innerhalb der Regenerationskapsel geht die erste Ausbildung vor sich, um nach der nächsten Häutung in Erscheinung zu treten und ferner von Häutung zu Häutung zu wachsen. Als Regenerationskapsel fungiert entweder in seltenen Fällen die an der Amputationsstelle sich schließende

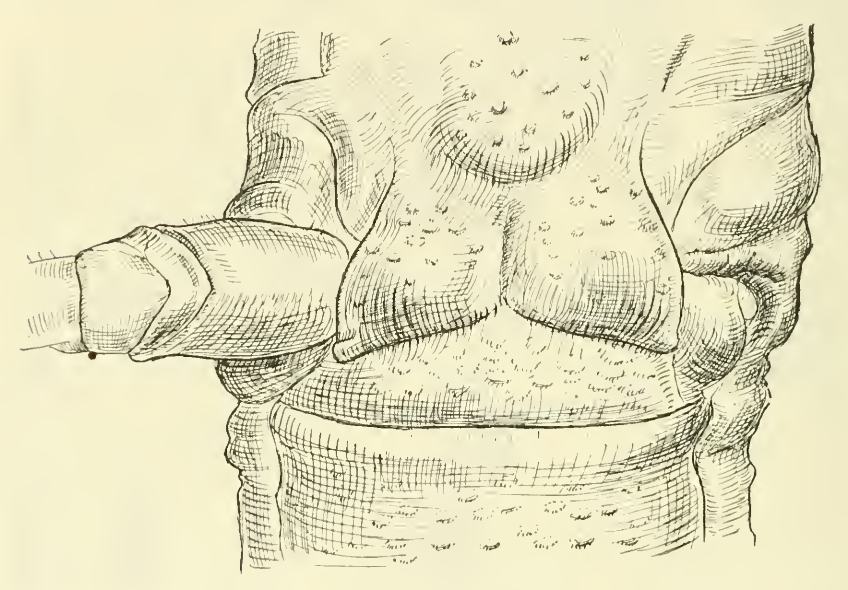


Fig. 4. Dasselbe. Eierlegende Imago nach Totalexstirpation im Stadium I.

Femurröhre. Dann bleiben Coxa und Trochanter erhalten, während die distalen Glieder regeneriert werden. Oder meist obliteriert der Femurstumpf, der Außenrand des Trochanter wird abgeschlossen, und Trochanter und Coxa bilden die Regenerationskapsel. Jetzt wird das ganze Bein regeneriert. Die Regenerate sind Ersatzgebilde mit Abweichungen von der typischen Form, die außer andern Ursachen schon dadurch bedingt sind, daß die Ersatzbildungen mindestens um eine Häutung hinter dem übrigen Körper zurückstehen.

Die Gegenüberstellung der Folgen von Totalexstirpation und Partialamputationen, die bei Phasmiden noch proximale Glieder übriglassen, lehrt durch das ausnahmslose Unterbleiben jeder Regeneration im ersten und durch das ausnahmslose Stattfinden der Regeneration im zweiten Fall, daß die Ersatzbildung für die Vermehrung, Anlagenformung und erste Entfaltung die in den Chitinhüllen der Glied-

stümpfe gegebenen Kapseln als Bildungsraum beansprucht. Bei fehlender Ausbreitungsmöglichkeit werden lediglich in der Ebene der Körperoberfläche liegende Chitinplatten als Wundverschluß gebildet. Die Unterdrückung der Regeneration durch Wegnahme der Regenerationskapsel bei Arthropoden tritt der Regenerationsverhinderung durch Raumentzug bei Amphibien zur Seite.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Bordage, E., 1905, Recherches anatomiques et biologique sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. In: Bull. sc. de la France et de la Belgique vol. 34 und frühere Schriften.

Godelmann, R., 1901, Beitrag zur Kenntnis von *Bacillus rossii* Fabr., mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmaßen. In: Arch. f. Entwmech. Bd. 12. S. 265—301. Tab. 6.

Korschelt, E., 1907, Regeneration und Transplantation. Jena. S. 268. 144 Textabbildungen.

Schaxel, J., 1921, Untersuchungen über die Formbildung der Tiere. Erster Teil: Auffassungen und Erscheinungen der Regeneration. Schaxels Arb a. d. Geb. d. exp. Biol. Hft 1. 100 S. 30 Abb.

4. Miscellanea Herpeto-Batrachologica.

Von Paul V. Terentjev, Moskau.

(Mit 2 Figuren.)

Eingeg. 31. August 1922.

I. Zur Frage über die systematische Stellung des Wasserfrosches vom Moskauer Gouvernement.

G. A. Boulenger gibt in vol. II, p. 270 seines Werkes: »The Tailles Batrachians of Europe« folgende vier von ihm erkannte »variations« der *Rana esculenta* L.:

1) var. *ridibunda* Pall.
   »The largest and most widely distributed form, inhabiting the whole of Europe with exception of the north-western and central parts and Italy, Western Asia as far east as North Baluchistan, Afghanistan, and Eastern Turcestan, and North Africa.«
2) Forma typica.
   »Northern and central Europe and Italy.«
3) var. *lessonae* Camer.
   »England (Cambridgeshire and Norfolk), the Rhine, Uppen Bavaria, the province Saxony, Austria near Vienna, Hungary, Piedmont, and probably other parts of Italy as well as Si-